

稻米蒸煮品质性状与分子标记关联研究

高维维, 陈思平, 王丽平, 陈立凯, 郭涛, 王慧, 陈志强

(华南农业大学国家植物航天育种工程技术研究中心, 广州 510642)

摘要: 【目的】调查分析代表性水稻种质重要的品质性状和淀粉 RVA 谱变异, 筛选与性状显著关联的分子标记, 为稻米品质改良提供依据。【方法】以 48 份国内外水稻多样性种质为材料, 进行稻米品质性状变异调查分析; 利用快速淀粉粘滞测定仪 (rapid visco analyzer) 鉴定材料淀粉 RVA 谱。利用已报道的稻米淀粉合成相关基因等位标记及稻米籽粒相关 QTL 连锁分子标记对种质材料进行基因分型。利用 GLM 模型进行分子标记与品质性状的关联检测, 并对显著关联标记进行逐步回归分析; 评估等位基因及其组合对目标性状的表型影响效应, 同时鉴别对应优异等位基因型及载体品种。【结果】供试材料在直链淀粉含量 (AC)、胶稠度 (GC) 和碱消值 (ASV) 等表现出广泛的表型变异和多样性, 变异系数为 26.5%—36.3%。RVA 谱检测表明崩解值、消减值和回复值等在材料间具有明显差异, 能较好地反映不同种质的淀粉糊化特性。相关分析表明, AC 与冷胶黏度、消减值和回复值呈显著正相关, 与最高黏度和崩解值呈显著负相关; GC 同时与消减值和回复值呈显著负相关。利用 154 个多态性标记共检测到 491 个等位变异, 基因多样性平均为 0.447, 多态信息含量 (PIC) 平均为 0.390。性状-标记关联检测共获得 22 个与稻米品质性状显著关联的位点, 单个关联标记位点解释的表型变异 (R^2) 范围为 14.11%—75.62%。GBSSI 是影响 AC 和 GC 的主效基因, 分子标记 Wx-G/T 对 AC 和 GC 的表型变异解释率分别为 61.44% 和 41.87%。SSI1a 是影响 ASV 的主效基因, a1k-GC/TT 和 SSI1a-F 对 ASV 的表型变异解释率分别为 75.62% 和 74.46%。利用显著关联标记构建 AC、GC 和 ASV 的回归模型方程, 决定系数分别为 85.30%、40.62% 和 80.38%。【结论】水稻淀粉 RVA 谱与 AC、GC 和 ASV 密切相关, 利用 RVA 谱可更全面地评价稻米品质性状。利用稻米品质表型-分子标记关联, 共鉴定出 22 个与品质性状显著关联的位点, 其中 5 个位点同时与 AC 和 GC 关联。回归模型表明标记的组合可产生不同的表型效应。

关键词: 水稻; 稻米品质; 性状-标记关联; 等位变异

Association Analysis of Rice Cooking Quality Traits with Molecular Markers

GAO WeiWei, CHEN SiPing, WANG LiPing, CHEN LiKai, GUO Tao, WANG Hui, CHEN ZhiQiang

(National Engineering Research Centre of Plant Space Breeding, South China Agricultural University, Guangzhou 510642)

Abstract: 【Objective】 In this study, the variation of major grain-quality traits and RVA profiles of representative rice germplasm were investigated, molecular markers significantly associated with the traits were identified, aiming to provide an important foundation for improvement of grain quality of rice. 【Method】 Global grain-quality properties and their differences were surveyed with a rice panel consisted of 48 diverse germplasms collected from both China and abroad. Starch RVA profile was examined with a Rapid Visco Analyzer. The markers reported to be related to starch biosynthesizing genes and QTLs for development of rice grain were used for genotyping. Trait-marker association for grain-quality properties was detected using the general linear model with Tassel 3.0 software. Moreover, stepwise regression analysis was performed with these detected markers

收稿日期: 2016-08-22; 接受日期: 2016-10-17

基金项目: 国家高技术研究发展计划 (2016YFD0102102)、广东省科技计划 (2015B020231011)、国家现代农业产业技术体系建设专项 (CARS-01-12)

联系方式: 高维维, E-mail: 18819266044@163.com。陈思平, E-mail: 867716697@qq.com。高维维和陈思平为同等贡献作者。通信作者陈志强, E-mail: chenlin@scau.edu.cn。通信作者郭涛, E-mail: guotao@scau.edu.cn

significantly associated with grain-quality traits. The phenotypic effects of the alleles and allelic combinations were estimated and both elite alleles and typical carrier genotypes were identified. **【Result】** There were wide phenotypic variance and diversity in amylose content (AC), gel consistency (GC) and alkali spreading value (ASV), and the coefficient of variation (CV.) ranged from 26.5% to 36.3%. Based on inspection of RVA profile, significant differences were found in breakdown (BDV), setback (SBV) and consistence (CSV), and these parameters have preferably reflected the diverse starch paste properties among different rice varieties. Correlation analysis showed the AC was positively correlated with cool paste viscosity (CPV), SBV and CSV, while negatively correlated with peak viscosity (PKV) and BDV. The GC was negatively correlated with SBV and CSV. A total of 491 alleles were identified with 154 polymorphic markers, with an average gene diversity of 0.447 and an average polymorphic information content of 0.390. Based on the analysis of trait-marker association, a total of 22 markers were detected to associate with grain-quality traits, which explained the phenotypic variance ranged from 14.11% to 75.62%. The *GBSSI* gene majorly affected the properties of AC and GC, and the SNP marker of *Wx-G/T* explained up to 61.44% and 41.87% of the phenotypic variation for AC and GC, respectively. While the *SSIa* was the major gene affecting ASV, and the phenotypic variation of ASV explained by the markers of *alk-GC/TT* and *SSIa-F* was up to 75.62% and 74.46%. The model equations based on stepwise regression analysis of AC, GC and ASV were developed using the significant markers, whose determination coefficients were 85.30%, 40.62%, and 80.38%, respectively. **【Conclusion】** The starch RVA profile was closely related to AC, GC and ASV. The RVA profile can be used to evaluate rice quality traits more comprehensively. With trait-marker association analysis, 22 markers were detected to be associated with grain-quality traits, and five of these sites were associated with both AC and GC. Regression models showed allelic combination can produce different phenotypic effects.

Key words: rice; grain-quality traits; trait-marker association; allelic variation

0 引言

【研究意义】 稻米品质的优劣对其商品价值具有重要影响。蒸煮品质是影响稻米口感的关键, 成为是否满足优质稻米消费需求和影响国内外稻米市场的重要因素。其中, 直链淀粉含量 (amylose content, AC)、糊化温度 (gelatinization temperature, GT) 和胶稠度 (gel consistency, GC) 是稻米蒸煮品质的主要指标。近年来, 利用黏度速测仪 RVA 进行淀粉糊化特性评价, 已在中国育种实践中得到较好应用^[1-2]。进一步解析 RVA 谱特征值与稻米蒸煮品质的相关性, 对于全面评价水稻品质特性具有实践价值。此外, 寻找与稻米蒸煮品质性状相关的优异等位基因及典型载体材料, 探讨不同分子标记的组合对于品质性状的表型效应, 对提高分子标记辅助选择 (maker assisted selection, MAS) 在品质育种中的应用效率具有重要意义。实现对个体基因型鉴定, 高效预测表型值, 有利提高稻米品质性状选择效率。**【前人研究进展】** 稻米品质性状被认为是典型的质量-数量遗传性状, 受多基因控制。显然, 多位点的标记关联和效应分析是实现精确分子标记选择的前提。ZHAO 等^[3]通过标记与性状的关联分析, 验证了粒形、垩白、淀粉合成相关 QTL/基因的分子标记的可行性; KHARABINA-MASOULEH 等^[4]通过关联分析获得了 31 个与稻米蒸煮品质相关的

淀粉合成基因 SNP 位点; 邱先进等^[5]利用全基因组关联分析解析籼稻垩白的遗传基础和挖掘影响垩白粒率和垩白度的优异等位基因。整体而言, 虽然许多稻米品质相关 QTL 和功能基因, 包括影响粒形、垩白性状的 QTL^[6-8]和淀粉合成相关基因^[9-11]得到鉴定, 但涉及等位基因组合以及优异等位变异的解析仍是有限。**【本研究切入点】** 稻米品质性状的 QTL 定位和基因鉴定研究已有较多报道, 水稻淀粉合成相关基因与稻米品质的关联分析^[12-15]也获得重要进展, 但对等位基因组合、优异等位变异及典型载体材料挖掘的研究尚不多。大量已报道的相关分子标记的可用性、变异效应以及贡献力并未明确。**【拟解决的关键问题】** 本研究利用淀粉合成相关基因及稻米籽粒相关位点连锁的分子标记对代表性种质进行分型检测, 并对多个稻米品质性状进行基于线性模型的等位基因贡献性检测, 挖掘与稻米品质性状显著相关的标记和重要等位基因组合, 为水稻品质改良奠定基础。

1 材料与方法

1.1 试验材料

供试材料为华南农业大学国家植物航天育种工程技术研究中心种质资源库所收集的国内外种质材料 48 份, 其中, 籼稻 38 份、粳稻 9 份和爪哇稻 1 份 (表 1)。

表 1 本研究用到的水稻种质材料

Table 1 Rice germplasm materials used in this study

序号 ID	名称 Name	来源 Source	亚群 Sub-population	序号 ID	名称 Name	来源 Source	亚群 Sub-population
1	玉针香 Yuzhenxiang	中国湖南 Hunan, China	籼型 <i>Indica</i>	25	航恢 1173 Hanghui 1173	中国广东 Guangdong, China	籼型 <i>Indica</i>
2	02428	中国江苏 Jiangsu, China	粳型 <i>Japonica</i>	26	秋 B Qiu B	中国广东 Guangdong, China	籼型 <i>Indica</i>
3	华航 31 号 Huahang 31	中国广东 Guangdong, China	籼型 <i>Indica</i>	27	华占 Huazhan	中国广西 Guangxi, China	籼型 <i>Indica</i>
4	五山丝苗 Wushansimiao	中国广东 Guangdong, China	籼型 <i>Indica</i>	28	成恢 727 Chenghui 727	中国浙江 Zhejiang, China	籼型 <i>Indica</i>
5	沈农 9816 Shennong 9816	中国辽宁 Liaoning, China	粳型 <i>Japonica</i>	29	9311	中国四川 Sichuan, China	籼型 <i>Indica</i>
6	巴斯马蒂 370 Basmati 370	巴基斯坦 Pakistan	籼型 <i>Indica</i>	30	云南红谷 Yunnanhonggu	中国江苏 Jiangsu, China	籼型 <i>Indica</i>
7	Kasalath	日本 Japan	籼型 <i>Indica</i>	31	大粒种 Dalizhong	中国云南 Yunnan, China	籼型 <i>Indica</i>
8	华宽占 Huakuanzhan	中国广东 Guangdong, China	籼型 <i>Indica</i>	32	早粳占 Zaojingzhan	中国云南 Yunnan, China	籼型 <i>Indica</i>
9	象牙香占 Xiangyaxiangzhan	中国广东 Guangdong, China	籼型 <i>Indica</i>	33	沈农 016 Shennong 016	中国辽宁 Liaoning, China	粳型 <i>Japonica</i>
10	Francis	美国 United States	爪哇型 <i>Javanica</i>	34	武运粳 23 Wuyunjing 23	中国江苏 Jiangsu, China	粳型 <i>Japonica</i>
11	云粳 22 Yunjing 22	中国云南 Yunnan, China	粳型 <i>Japonica</i>	35	南粳 46 Nanjing 46	中国江苏 Jiangsu, China	粳型 <i>Japonica</i>
12	泰丰 B TaifengB	中国广东 Guangdong, China	籼型 <i>Indica</i>	36	甬优 8 号 Yongyou 8	中国浙江 Zhejiang, China	粳型 <i>Japonica</i>
13	荆香糯 Jingxiangnuo	中国广东 Guangdong, China	籼型 <i>Indica</i>	37	W030	中国江苏 Jiangsu, China	粳型 <i>Japonica</i>
14	万里糯 Wanlinuo	中国广东 Guangdong, China	籼型 <i>Indica</i>	38	乡意浓 1 号 Xiangyinong 1	中国广东 Guangdong, China	籼型 <i>Indica</i>
15	洪晚籼 924 Hongwanxian 924	中国江西 Jiangxi, China	籼型 <i>Indica</i>	39	禅城占 Chan Chengzhan	中国广东 Guangdong, China	籼型 <i>Indica</i>
16	桂育 9 号 Guiyu 9	中国广西 Guangxi, China	籼型 <i>Indica</i>	40	粤标 5 号 Yuebiao 5	中国广东 Guangdong, China	籼型 <i>Indica</i>
17	龙粳 21 Longjing 21	中国黑龙江 Heilongjiang, China	粳型 <i>Japonica</i>	41	广源占 15 号 Guangyuanzhan 15	中国广东 Guangdong, China	籼型 <i>Indica</i>
18	美香占 2 号 Meixiangzhan 2	中国广东 Guangdong, China	籼型 <i>Indica</i>	42	恒丰 B Hengfeng B	中国广东 Guangdong, China	籼型 <i>Indica</i>
19	湘晚籼 13 号 Xiangwanxian 13	中国湖南 Hunan, China	籼型 <i>Indica</i>	43	开平小优粒 Kaipingxiaoyouli	中国广东 Guangdong, China	籼型 <i>Indica</i>
20	柳丰 003 Liufeng 003	中国广西 Guangxi, China	籼型 <i>Indica</i>	44	软占 Ruanzhan	中国广东 Guangdong, China	籼型 <i>Indica</i>
21	泸恢 8558 Luhui 8258	中国四川 Sichuan, China	籼型 <i>Indica</i>	45	鹏稻 2 号 Pengdao 2	中国广东 Guangdong, China	籼型 <i>Indica</i>
22	九七香 Jiuqixiang	中国广东 Guangdong, China	籼型 <i>Indica</i>	46	黄广软占 Huangguangruanzhan	中国广东 Guangdong, China	籼型 <i>Indica</i>
23	胜巴丝苗 Shengbashimiao	中国广东 Guangdong, China	籼型 <i>Indica</i>	47	桂禾丰 Guihefeng	中国广西 Guangxi, China	籼型 <i>Indica</i>
24	桂农占 Guinongzhan	中国广东 Guangdong, China	籼型 <i>Indica</i>	48	桑兰稻 Sanglandao	中国海南 Hainan, China	籼型 <i>Indica</i>

1.2 稻米品质性状鉴定

供试材料于 2015 年晚季种植于国家植物航天育种工程技术研究中心试验基地(广州)。田间管理(水、肥、病虫害防治等)按当地大田常规栽培要求实施。按农业部部颁标准 NY147-88^[16]测定直链淀粉含量(AC)、胶稠度(GC)和碱消值(ASV)。淀粉 RVA 谱测定采用波通瑞华科学仪器(北京)有限公司生产的 RVA (Rapid Visco Analyzer, Model 3D) 快速测定淀粉粘滞特性,并用 TCW (Thermal Cycle for Windows) 配套软件分析。测定按 AACC 规程(1995 61-02)要求,即含水量为 14.0%时,样品量 3.00 g,蒸馏水 25.00 mL。测定过程中罐内温度变化为 50℃保持 1 min,以 12℃/min 上升到 95℃(3.75 min),95℃保持 2.5 min,以 12℃/min 下降到 50℃(3.75 min),50℃保持 1.4 min。搅拌器在起始 10 s 内转动速度为 960 r/min,以后保持在 160 r/min。RVA 谱特征用最高黏度(peak viscosity, PKV)、热浆黏度(hot paste viscosity, HPV)和冷胶黏度(cool paste viscosity, CPV)描述。在 TCW 程序中选用水稻的分析方法(rice method),其中,程序参数设置为:Temp At Visc Rate(2, 7, 1, 36),成糊温度(pasting temperature, PT_m)按包劲松^[17]的方法手工计算获得。黏度单位用“Rapid Visco Units (RVU)”或厘泊(centipoise, cp)表示。

1.3 分子标记检测

采用 CTAB 法提取水稻材料叶片基因组 DNA。试验筛选所涉及的分子标记包含一部分报道的淀粉合成相关基因的等位分子标记;以及稻米籽粒有关性状连锁的标记,涉及 SNP、SSR 和 STS 等标记类型。经初步筛选获得用于关联分析的多态性标记共 154 个(见电子附表)。所有引物均由金唯智生物技术有限公司合成。不同引物的 PCR 反应体系及扩增程序参照 ZHAO 等^[3]方法。利用自动荧光毛细管电泳(Fragment Analyzer™)检测 PCR 扩增产物,并用 PROSize 2.0 软件对电泳结果进行分析,确定产物 DNA 片段长度,记录基因型信息。

1.4 数据处理

利用 Excel 和 SAS 9.3 进行性状的统计分析。对于多元线性回归分析,将各位点的等位变异转化为虚拟变量,具体参照 LEE 等^[18]的方法。利用 Power Marker 3.25 软件计算每个位点的等位基因数(number of alleles per locus)、基因多样性(gene diversity)和多态信息含量(polymorphism information content,

PIC)。以 Structure 2.3.1 软件进行群体遗传结构的分析,估计最佳群体组群数 K,其取值范围为 1—10,将 MCMC (markov chain monte carlo) 开始时的不作数迭代(length of burn-in period)设为 10 000 次,再将不作数迭代后的 MCMC 设为 10 000 次,迭代次数(number of iterations)设置为 5,计算 Q 参数。采用 Tassel 3.0 软件一般线性模型(general linear model, GLM),以 Q 作为协变量,利用表型变异数据对标记逐一进行回归分析,并计算标记对表型变异的解释率。参考 BRESEGHELLO^[19]和文自翔等^[20]方法计算标记位点等位变异的表型效应。

2 结果

2.1 稻米品质相关性状的变异分析和 RVA 谱分析

通过稻米品质性状的调查,48 份种质材料中检测到广泛的遗传变异。其中,AC 为 5.9%—27.5%、GC 为 24.5—142.5 mm、ASV 为 1.0—7.0; AC、GC 和 ASV 的变异系数为 26.5%—36.3%(表 2)。说明所选材料表现出较高的表型多样性。

基于黏度速测仪测定的 RVA 谱主要反映水稻淀粉谱粘滞特性。根据与淀粉特性密切相关的蒸煮品质性状,即 AC、GC 和 ASV,选取 18 份具有代表性的品种(表 3)进行 RVA 谱特征值分析。结果表明,不同品种 RVA 谱及其特征值存在明显的差异。其中,消减值(setback, SBV)的变异系数最大,其次是回复值(consistence, CSV)和崩解值(breakdown, BDV),其余 RVA 谱特征值的变异系数均较小。不同水稻品种间 RVA 谱特征值在 PKV、HPV、CPV、PT_m和峰值时间(peak time, PaT)上的差异不大,但 BDV、SBV 和 CSV 等指标表现明显差异,具有品种特异性。2 份糯稻品种的峰值时间最短,为 3.6 和 3.7 min;并且具有最小的 SBV 和 CSV,明显区别于其他非糯种质。

稻米品质性状与 RVA 谱特征值相关性分析(表 4)发现,AC 分别与 CPV、SBV 和 CSV 呈显著或极显著正相关,与 PKV 和 BDV 呈负相关。其中,AC 与 SBV 相关系数达 0.794。高直链淀粉的 2 份材料, Kasalath (AC 27.2%) 和泰丰 B (AC 27.0%) 的 SBV 均为正值,远高于其他非糯材料。从表 3 和表 4 可以看出,不同品种因本身 AC 和 GC 的不同,RVA 谱显著不同。糯稻品种(万里糯、荆香糯) RVA 谱特征值表现为 BDV 较大,CPV 小,SBV 为负值且绝对值较大,达到 PKV 时间短;高直链淀粉

表 2 48 份水稻材料的稻米品质性状值

Table 2 Grain-quality traits of the 48 rice materials

品种 Varieties	直链淀粉含量 Amylose content (%)	胶稠度 Gel consistency (mm)	碱消值 ASV	品种 Varieties	直链淀粉含量 Amylose content (%)	胶稠度 Gel consistency (mm)	碱消值 ASV
玉针香 Yuzhenxiang	14.9±0.2	85.0±0.0	6.1±0.1	早粳占 Zaojingzhan	15.8±0.3	83.8±0.0	6.8±0.2
02428	13.3±0.3	94.5±0.1	1.9±0.1	航恢 1173 Hanghui 1173	15.3±0.6	89.0±0.0	6.3±0.1
华航 31 号 Huahang 31	18.8±0.3	106.5±0.0	6.7±0.2	秋 B Qiu B	24.4±0.3	24.5±0.0	4.5±0.0
五山丝苗 Wushansimiao	13.9±1.0	49.5±0.1	7.0±0.0	华占 Huazhan	14.9±0.3	98.7±0.0	1.0±0.0
沈农 9816 Shennong 9816	16.5±0.5	95.5±0.0	5.3±0.1	成恢 727 Chenghui 727	17.1±0.3	116.0±0.0	1.0±0.0
巴斯马蒂 370 Basmati 370	15.7±0.4	98.5±0.1	6.4±0.1	9311	27.5±0.4	50.0±0.0	7.0±0.0
Kasalath	27.2±0.5	55.5±0.0	4.0±0.0	云南红谷 Yunnanhonggu	14.3±0.3	127.0±0.2	1.2±0.0
华宽占 Huakuanzhan	19.1±0.3	103.5±0.0	6.7±0.0	大粒种 Dalizhong	20.9±0.3	111.5±0.0	2.9±0.1
象牙香占 Xiangyaxiangzhan	17.4±0.7	104±0.1	7.0±0.0	沈农 016 Shennong 016	15.4±0.2	127.5±0.1	5.6±0.1
Francis	16.1±0.1	95.5±0.0	1.1±0.1	武运粳 23 Wuyunjing 23	16.8±0.1	99.0±0.1	6.0±0.0
云粳 22 Yunjing 22	14.3±0.4	95.0±0.2	6.0±0.0	南粳 46 Nanjing 46	10.7±0.0	142.5±0.1	4.7±0.0
泰丰 B TaifengB	27.0±0.0	66.0±0.0	7.0±0.0	甬优 8 号 Yongyou 8	17.2±0.4	114.5±0.0	5.8±0.0
荆香糯 Jingxiangnuo	6.3±0.3	123.5±0.1	5.5±0.1	W030	13.4±0.1	111.0±0.0	6.5±0.2
万里糯 Wanlinuo	5.9±0.2	120.0±0.2	6.2±0.0	乡意浓 1 号 Xiangyinong 1	17.0±0.1	81.5±0.0	5.9±0.1
洪晚粳 924 Hongwanxian 924	18.7±0.1	58.0±0.0	7.0±0.0	禅城占 Chan Chengzhan	24.2±0.0	54.5±0.4	6.5±0.2
桂育 9 号 Guiyu 9	19.2±0.7	68.5±0.0	7.0±0.0	粤标 5 号 Yuebiao 5	18.7±0.3	142.0±0.1	6.0±0.0
龙粳 21 Longjing 21	15.8±0.1	92.0±0.0	6.2±0.2	广源占 15 号 Guangyuanzhan 15	14.7±0.3	114.0±0.4	6.7±0.0
美香占 2 号 Meixiangzhan 2	16.8±0.3	104.5±0.1	7.0±0.0	恒丰 B Hengfeng B	14.8±0.3	110.5±0.1	1.0±0.0
湘晚粳 13 号 Xiangwanxian 13	15.5±0.6	91.0±0.0	6.2±0.0	开平小优粒 Kaipingxiaoyouli	15.2±0.4	112.5±0.4	7.0±0.0
柳丰 003 Liufeng 003	17.7±0.6	77.0±0.0	6.3±0.2	软占 Ruanzhan	13.7±0.3	107.5±0.4	7.0±0.0
泸恢 8258 Luhui 8258	15.9±0.4	95.0±0.0	6.0±0.3	鹏稻 2 号 Pengdao 2	14.3±0.2	107.5±0.4	6.7±0.0
九七香 Jiuqixiang	14.6±0.4	97.0±0.0	1.0±0.0	黄广软占 Huangguangruanzhan	15.9±0.0	103.5±0.1	6.7±0.2
胜巴丝苗 Shengbashimiao	15.8±0.1	79.3±0.0	6.5±0.0	桂禾丰 Guihefeng	17.6±0.4	116.5±0.1	7.0±0.0
桂农占 Guinongzhan	26.8±0.1	51.5±0.0	7.0±0.0	桑兰稻 Sanglandao	16.9±0.2	101.5±0.1	7.0±0.0
变异系数 Coefficient of variation (%)	26.5	26.5	36.3				

表 3 18 个品种 RVA 谱特征值

Table 3 RVA profile characteristics of 18 rice varieties

品种 Varieties	特征值 RVU						成糊温度 Pasting temperature (°C)	峰值时间 Peak time (min)
	最高黏度 Peak viscosity	热浆黏度 Hot paste viscosity (HPV)	冷胶黏度 Cool paste viscosity (CPV)	崩解值 Breakdown (BDV)	消减值 Setback (SBV)	回复值 Consistence (CSV)		
	(PKV)							
玉针香 Yuzhenxiang	402.8	165.3	305.0	237.5	-97.8	139.7	68.2	5.5
02428	371.2	175.4	304.2	195.8	-67.0	128.8	75.3	5.7
华航 31 号 Huahang 31	391.1	177.2	337.4	213.9	-53.7	160.3	68.2	5.6
五山丝苗 Wushansimiao	380.4	170.4	340.8	210.0	-39.7	170.3	68.2	5.6
沈农 9816 Shennong 9816	331.0	170.0	289.0	161.0	-42.0	119.0	65.9	5.9
巴斯马蒂 370 Basmati 370	368.8	162.5	291.5	206.3	-77.3	129.0	65.9	5.7
Kasalath	233.1	116.2	312.3	116.9	79.3	196.2	72.1	5.5
华宽占 Huakuanzhan	367.4	152.1	293.4	215.3	-74.0	141.3	66.7	5.6
象牙香占 Xiangyaxiangzhan	396.8	188.9	340.9	207.8	-55.8	152.0	66.7	5.5
Francis	367.9	160.6	323.1	207.3	-44.8	162.5	76.2	5.5
云粳 22 Yunjing 22	324.7	197.9	323.8	126.8	-0.9	125.8	68.2	6.1
泰丰 B TaifengB	324.3	268.9	447.3	55.4	122.9	178.3	66.6	5.7
荆香糯 Jingxiangnuo	312.5	143.0	177.2	169.5	-135.3	34.2	65.0	3.7
万里糯 Wanlinuo	306.5	146.3	178.0	160.2	-128.5	31.7	65.9	3.6
洪晚粘 924 Hongwanxian 924	340.9	180.9	359.5	160.0	18.6	178.6	68.9	5.9
桂育 9 号 Guiyu 9	371.8	171.5	333.8	200.3	-38.0	162.3	66.6	5.5
龙粳 21 Longjing 21	337.7	159.9	276.9	177.8	-60.8	117.0	67.4	5.9
美香占 2 号 Meixiangzhan 2	338.1	183.6	338.8	154.5	0.8	155.3	66.6	5.5
变异系数 Coefficient of variation (%)	11.75	17.89	19.66	25.16	-168.52	32.00	4.63	12.52

表 4 稻米品质性状与 RVA 谱特征值的相关性

Table 4 Correlation between rice quality characteristics and RVA profile characteristics

蒸煮品质 Cooking quality	最高黏度 Peak viscosity	热浆黏度 Hot paste viscosity	冷胶黏度 Cool paste viscosity	崩解值 Breakdown	消减值 Setback	回复值 Consistence	成糊温度 Pasting temperature	峰值时间 Peak time
直链淀粉含量 Amylose content	-0.622*	0.168	0.538*	-0.651**	0.794**	0.689**	-0.079	-0.187
胶稠度 Gel consistency	0.392	-0.020	-0.408	0.354	-0.547*	-0.665**	-0.088	0.003
碱消值 ASV	0.164	0.328	0.294	-0.074	0.085	0.065	-0.910**	0.104

*和**显著水平分别为 $P<0.05$ 和 $P<0.01$ Value with * and ** differ significantly at $P<0.05$ and $P<0.01$, respectively

含量和胶稠度较小的品种 (Kasalath、泰丰 B) RVA 谱特征值表现为 BDV 较小, SBV 较大。由此可见, 稻米品质中的 AC 和 GC 是影响 RVA 谱特征值的 2 个重要理化指标。此外, GC 分别与 SBV 和 CSV 呈显著负相关; ASV 与 PT_m 呈极显著负相关。RVA 特征值中, SBV 与 CSV 同时与 AC 和 GC 显著相关, 是反映稻米品质最为重要的 2 个指标。而利用经验公式换算的 PT_m 与 ASV 相关系数达 0.910, 表明该方法测定的 PT_m 可精确地反映稻米淀粉糊化温度。

2.2 标记-等位基因关联性检测

154 个多态性标记中共检测到 491 个等位变异, 平均每个位点 3.19 个, 不同位点等位基因数变幅范围为 2—8。各位点的基因多样性平均为 0.447, 变幅为 0.041—0.829。对于多态性信息含量 (PIC), 标记间差异较大, 幅度为 0.040—0.806, 平均值为 0.390, 其中, 27 对引物为低度多态位点, 82 对引物为中度多态位点, 45 对引物为高度多态位点。

采用 EVONNO 等^[21]介绍的方法进行群体结构分析表明, ΔK 值于亚群数为 2 时有明显的峰。因而该群体的适宜亚群数确定为 2。第一个亚群包括 02428、沈农 9816、沈农 016、云粳 22、龙粳 21、

武运粳 23、南粳 46、W030、甬优 8 号和大粒种等粳稻亚群; 其他材料分布在第二个亚群, 为籼稻亚群。利用 Tassel 3.0 软件中的 GLM 模型, 以各材料对应的 Q 值作为协变量进行关联分析, 结果显示, 在 0.01 水平下, 对于不同性状共检测到 22 个关联标记位点, 其中同时与 AC 和 GC 关联的位点有 5 个。单个关联标记位点的贡献率 (R^2) 范围是 14.11%—75.62%。

标记-性状关联结果表明, 与 AC 关联的位点有 15 个, 表型变异解释率范围为 14.34%—61.44%, 其中在 3 个淀粉合酶基因 (*GBSSI*、*BeIIb* 和 *SSI*) 中有 9 个位点, 贡献率最高的是 *Wx-G/T*; 与 GC 关联的位点有 8 个, 表型变异解释率范围为 14.11%—41.87%, 在 3 个淀粉合酶基因 (*GBSSI*、*SSI* 和 *SSIIb*) 中有 5 个位点, 贡献率最高的是 *Wx-G/T*; 与 ASV 关联的位点有 4 个, 表型变异解释率范围为 19.01%—75.62%, 其中, *SSIIa* 的 2 个位点 (*alk-GC/TT* 和 *SSIIa-F*) 的贡献率是所有关联位点中最高的, 分别为 75.62% 和 74.46% (表 5)。4 个 *GBSSI* 的位点、4 个 *BeIIb* 的位点以及 1 个 *SSI* 的位点都与 AC 显著关联, *GBSSI* 和 *SSI* 上都有 2 个位点与 GC 显著关联, 2 个 *SSIIa* 的位点都与 ASV 显著关联, 表明 *GBSSI*、

表 5 稻米品质性状显著关联的标记位点

Table 5 Marker loci significantly associated with grain-quality traits

性状 Traits	位点 Loci	染色体 Chromosomes	P 值 P-value	贡献率 R^2 (%)	性状 Traits	位点 Loci	染色体 Chromosomes	P 值 P-value	贡献率 R^2 (%)
直链淀粉含量 Amylose content	<i>Wx-G/T</i>	6	3.90E-11	61.44	胶稠度 Gel consistency	<i>Wx-G/T</i>	6	2.80E-07	41.87
	<i>GBSSI-4-IF</i>	6	4.13E-07	47.92		<i>GBSSI-4-IF</i>	6	2.96E-05	35.35
	<i>BeIIb-1-F</i>	2	1.67E-05	33.49		<i>INV1</i>	4	3.33E-04	28.57
	<i>BeIIb-3-F</i>	2	1.67E-05	33.49		<i>SSI-1-F</i>	6	7.08E-03	22.74
	<i>MS40671</i>	5	4.39E-04	33.34		<i>SSI-2-F</i>	6	9.51E-04	20.38
	<i>RM16</i>	3	2.70E-04	30.65		<i>RMG2762.HAU2762</i>	2	8.28E-03	18.34
	<i>BeIIb-2-F</i>	2	2.76E-04	30.58		<i>RM15206</i>	3	2.20E-03	17.79
	<i>RM481</i>	7	3.87E-03	29.69		<i>SSIIb-IF</i>	4	7.03E-03	14.11
	<i>GBSSI-F</i>	6	1.41E-04	27.32	碱消值 ASV	<i>alk-GC/TT</i>	6	9.66E-16	75.62
	<i>GBSSI-3-IF</i>	6	1.13E-03	26.11		<i>SSIIa-F</i>	6	2.92E-15	74.46
	<i>BEIIb-IF</i>	2	2.94E-04	25.09		<i>RI0399</i>	5	3.81E-03	22.12
	<i>INV1</i>	4	8.88E-03	19.00		<i>RM10316</i>	1	9.13E-03	19.01
	<i>SSI-2-F</i>	6	3.34E-03	17.29					
	<i>RM15206</i>	3	3.49E-03	17.15					
	<i>RM15937</i>	8	8.09E-03	14.34					

BE11b 和 *SSI* 对 AC 和 GC 具有一定的决定作用, *SSI1a* 对 ASV 具有一定的决定作用。其中, 标记 Wx-G/T、GBSSI-4-IF、SSI-2-F、INV1 和 RM15206 同时与 AC 和 GC 关联。

2.3 关键稻米品质性状等位基因及组合的效应分析与 AC、GC 和 ASV 显著关联且贡献率位于前 4

位的位点上等位基因效应差值及对应等位基因的载体材料如表 6 所示。与 AC 显著关联的位点中, Wx-G/T 具有最大的表型效应差异, Wx-G/T-G 与 Wx-G/T-T 的表型效应差值达到了 10.6%。AC 减效最大的等位变异是 Wx-G/T-T, 典型载体材料是 W030 和云粳 22。

表 6 重要品质性状关联位点及表型效应

Table 6 Marker loci significantly associated with important grain quality traits and their phenotypic variation

性状 Trait	显著性关联位点 Significant associated locus			等位基因型 Allele	表型效应 A_i	典型载体材料 Typical carrier materials	
	功能基因/QTL Gene/QTL	位点 Locus	等位效应差值 Phenotypic difference between alleles				
直链淀粉含量 Amylose content	<i>GBSSI (Wx)</i>	Wx-G/T (0.61)	10.6%	T	-1.3%	W030、云粳 22 W030, Yunjing 22	
				G	+9.3%	Kasalath、泰丰 B Kasalath, Taifeng B	
	<i>BE11b</i>	Be11b-1-F (0.33)	10.1%	C	-1.0%	九七香、早粳占 Jiuqixiang, Zaojingzhan	
				T	+9.1%	桂农占 Guinongzhan	
			2.3%	131 bp	-0.6%	五山丝苗、巴斯马蹄 370 Wushansimiao, Basmati 370	
				121 bp	+1.7%	Kasalath、9311	
	Be11b-3-F (0.33)	2.2%	451 bp	-0.6%	华航 31 号、南粳 46 Huahang 31, Nanjing 46		
			391 bp	+1.7%	泰丰 B、9311 Taifeng B, 9311		
胶稠度 Gel consistency	<i>GBSSI (Wx)</i>	Wx-G/T (0.42)	50.9 mm	T	+6.4 mm	华宽占、沈农 016 Huakuanzhan, Shennong 016	
				G	-44.5 mm	Kasalath、桂农占 Kasalath, Guinongzhan	
	<i>GIF1</i>	INV1 (0.29)	50.7 mm	C	+5.1 mm	开平小优粒 Kaipingxiaoyouli	
				T	-45.6 mm	泰丰 B Taifeng B	
		SSI	SSI-1-F (0.23)	58.6 mm	111bp	+3.8 mm	成恢 727 Chenghui 727
					124bp	-54.9 mm	Kasalath
碱消值 ASV	<i>SSI1a (alk)</i>	alk-GC/TT (0.76)	72.7 mm	198 bp	+2.4 mm	沈农 016、南粳 46 Shengnong 016, Nanjing 46	
				220 bp	-70.4 mm	Kasalath、秋 B Kasalath, Qiu B	
		SSI1a-F (0.75)	4.1	TT	+0.9	桂禾丰、软占 Guihefeng, Ruanzhan	
				GC	-3.2	02428、Francis	
	<i>qPGWC-5</i>	RI0399 (0.22)	4.4	114 bp	+0.7	洪晚粳 924、美香占 2 号 Hongwanxian 924, Meixiangzhan 2	
				106 bp	-3.7	九七香、华占 Jiuqixiang, Huazhan	
1.7			355 bp	+0.3	华航 31 号、洪晚粳 924 Huahang 31, Hongwanxian 924		
			386 bp	-1.4	华占、云南红谷 Huazhan, Yunnanhonggu		
<i>Gn1a</i>	RM10316 (0.19)	2.9	147 bp	-2.4	恒丰 B、云南红谷 Hengfeng B, Yunnanhonggu		
			145 bp	0.4	泰丰 B、美香占 2 号 Taifeng B, Meixiangzhan 2		
			142 bp	-0.8	成恢 727 Chenghui 727		

位点栏内括号内数字代表该位点对表型变异的解释率

The number in parentheses in the cloum of "Locus" indicates the explained percentage of total phenotypic variation by the locus

SSI-1-F 对 GC 具有最大的表型效应差异 (72.7 mm), 其次是贡献率最大的 Wx-G/T (+50.9 mm)。增效最大的等位变异是 Wx-G/T-T (+6.4 mm), 典型载体材料是华宽占和沈农 016, 其次是 GBSSI-4-IF-C (+5.1 mm), 典型载体材料是开平小优粒。

与 ASV 显著关联的位点等位基因间表型效应差异最大的是 SSIIa-F (4.4), 其次是贡献率最大的 alk-GC/TT (4.1), 其中, alk-GC/TT-TT 具有最大的增效表型效应 (+0.9), 典型载体材料是桂禾丰和软占。

其中, 典型载体材料 W030、开平小优粒和软占等的 AC、GC 和 ASV 值达国标优质 (表 2), GBSSI 的 Wx-G/T、GBSSI-4-IF 和 SSIIa 的 alk-GC/TT 位点的基因型分别为 T/T、C/C、TT/TT, 均为优异等位变异。因此, W030、开平小优粒和软占等携带了控制 AC、GC 及 ASV 的多个优异等位基因, 可作为优质品种选育的骨干亲本。

利用逐步回归的方法对各性状显著性关联位点进

行分析的结果表明, AC、GC 和 ASV 逐步回归模型中分别包含 5、2 和 2 个关联标记 (表 7、图 1)。不同的等位基因组合形成了广泛的表型差异。Wx-G/T、GBSSI-F、RM16、GBSSI-3-IF 和 RM15206 5 个位点的组合对 AC 的决定系数为 85.30%, 其中, Wx-G/T 和 GBSSI-F 为前人验证过的控制 AC 的主效基因 GBSSI 的位点, 具有最高的决定系数 (68.60% 和 12.08%) 其他 3 个为本研究获得的新位点。不同的等位基因组合具有不同的 AC 值, 其中, G/I/II/A/I、G/I/II/A/II 和 G/I/II/C/I 等位基因组合具有较高的 AC, T/II/I/A/II 等位基因组合为糯稻品种, AC 值极低; Wx-G/T 和 RMG2762.HAU2762 可以用来预测 GC, 决定系数为 40.62%, 表明所选标记对 GC 进行预测尚有一定的困难; alk-GC/TT 和 SSIIa-F 2 个位点的组合可以用来预测 ASV, 决定系数为 80.38%, alk-GC/TT 具有主要的决定作用 (76.71%), GC/I 和 GC/II 等位基因组合具有较低的 ASV, TT/II 等位基因组合具有较高的 ASV。

表 7 逐步回归模型中标记的等位基因组合

Table 7 Allelic combinations based on the stepwise regression models

性状 Traits	等位基因组合 Allelic combinations	基因型个体数 No. of genotypes	最小值 Minimum	最大值 Maximum	平均 Mean	标准差 Standard Deviation	回归方程模型 Regression equation models	决定系数 R^2 (%)
直链淀粉含量 Amylose content (%)	T/II/I/A/II	2	5.9	6.3	6.1	0.3	$y=17.71-9.74x_1+9.19x_2+1.35x_3-3.48x_4+1.40x_5$	x_1 68.60
	T/I/II/A/I	5	13.7	18.8	15.2	2.1		x_2 12.08
	T/I/I/A/II	9	10.7	17.2	14.8	2.1		x_3 1.07
	T/I/II/A/II	25	14.3	19.2	16.4	1.5		x_4 2.37
	G/I/II/A/I	3	24.2	27.5	25.3	1.9		x_5 1.18
	G/I/II/A/II	1	26.8	26.8	26.8			总 Total 85.30
	G/I/II/C/I	2	27.0	27.2	27.1	0.2		
胶稠度 Gel consistency (mm)	G/I	6	24.5	66.0	50.3	13.8	$y=64.81+43.49x_1-9.31x_2$	x_1 37.94
	T/I	32	49.5	142.0	99.0	19.7		x_2 2.68
	T/II	10	92.0	142.5	108.3	16.6		总 Total 40.62
碱消值 ASV	GC/I	8	1.0	4.5	1.8	1.5	$y=1.84+2.82x_1+1.77x_2$	x_1 76.71
	GC/II	3	1.9	6.0	3.6	2.1		x_2 3.67
	TT/II	37	4.7	7.0	6.4	0.6		总 Total 80.38

直链淀粉含量: 等位基因组合标记的顺序为 x_1 : Wx-G/T; x_2 : GBSSI-F; x_3 : RM16; x_4 : GBSSI-3-IF; x_5 : RM15206。胶稠度: 等位基因组合标记的顺序为: x_1 : Wx-G/T; x_2 : RMG2762.HAU2762。碱消值: 等位基因组合标记的顺序为 x_1 : alk-GC/TT; x_2 : SSIIa-F
Amylose content: The order of the markers for the allelic combination are x_1 : Wx-G/T; x_2 : GBSSI-F; x_3 : RM16; x_4 : GBSSI-3-IF; x_5 : RM15206. Gel consistency: The order of the markers for the allelic combination are x_1 : Wx-G/T; x_2 : RMG2762.HAU2762. ASV: The order of the markers for the allelic combination are x_1 : alk-GC/TT; x_2 : SSIIa-F

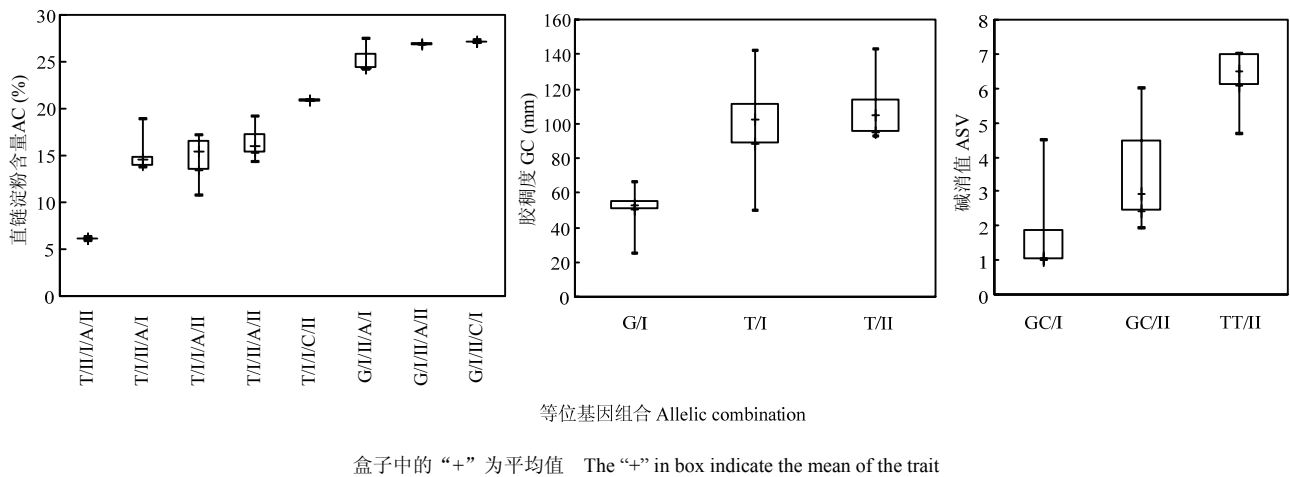


图 1 等位基因组合箱形图

Fig. 1 Box plots of the allelic combinations

3 讨论

本试验代表性品种的稻米淀粉 RVA 谱检测结果表明, 不同品种的 RVA 谱及其特征值存在明显的差异, 消减值的变异系数最大, 其次是回复值和崩解值, 这与何秀英等^[22]的结果类似, 但变异系数均更大, 主要是由于所选材料在 AC 和 GC 上差异显著。相关性分析发现, RVA 特征值与 AC 和 GC 存在显著或极显著的相关性, 稻米品质中的 AC 和 GC 是影响 RVA 谱特征值的 2 个重要理化指标, 这与前人研究结果相似^[23], 但其相关系数略小于贾良等^[24]的研究结果, 这可能是由于所用材料数较少。

本研究所用 154 个多态性标记, 共检测到 491 个等位变异, 平均每个标记位点具有 3.19 个等位变异, 变幅为 2—8, 平均每对引物的多态信息含量 (PIC) 为 0.390, 变幅为 0.040—0.806, 遗传多样性平均为 0.447, 略低于前人研究结果^[25], 这是因为本研究所用的标记部分为 SNP 标记, 为双等位形式, 每个位点所携带的多态信息较少。

通过对 48 份不同水稻品种与稻米品质相关分子标记的关联性分析, 发现对于 20 个与淀粉合成酶相关的基因, 稻米 AC 主要由 *GBSSI* 控制, GC 也可能主要由 *GBSSI* 或与其紧密连锁的基因位点控制^[26]。本研究中 *Wx*-G/T 对 AC 和 GC 的贡献率最大, 分别为 61.44% 和 41.87%, 同时 *GBSSI* 的其他 4 个位点对 AC 和 GC 的贡献率均较大 (>25%), 说明 *GBSSI* 是控制直链淀粉含量和胶稠度的主效基因, 这与 TIAN 等^[27]的研究结果相符。GBSSI-4-IF 与 GC 显著关联, 这与

第 10 个外显子的 C/T SNP 对决定高直链淀粉米饭的软硬具有重要作用是一致的^[28]。多数研究表明, *SSIIa* (尤其是第 8 外显子的 GC/TT SNP 位点) 对糊化温度具有重要影响^[29-30]。本研究中 *SSIIa* 的 2 个位点与 ASV 均显著相关。除了 *SSIIa* 外, 未检测到其他淀粉合成相关基因的位点与碱消值相关, 这可能与多数参试材料的 ASV 较大有关。

以往研究表明, 影响 GC 的主效基因是 *Wx* 基因 (*GBSSI*), 但本研究中, 在 *Wx* 基因型一样的情况下, 出现 GC 表型差异较大的现象, 如南粳 46 和五山丝苗、广源占 15 号和洪晚粳 924 等的 *Wx* 基因型均为 T/T, 但 GC 值差异很大。究其原因, 可能有以下几点: (1) 基因存在本研究未涉及的其他变异位点; 存在某些控制 GC 的微效基因与 *Wx* 基因互作, 但微效基因与 *Wx* 基因互作关系研究仍未明确; (2) GC 受基因型与环境互作影响较大, 遗传力较低^[31-32]。影响糊化温度的主效基因是 *alk* (*SSIIa*)^[33], 本研究中, 云粳 22 的 *alk* 基因型为 GC/GC, 但其碱消值较大 (糊化温度低), 这与前人研究结论未吻合^[33]。NAKAMURA 等^[34]研究表明, 不同 SNP 位点的相互作用会影响 *SSIIa* 酶的活性, 在 4 198 bp 处出现 G/A SNP 的 A 位点时, 不论 *SSIIa* 基因型为 GC/GC 或 TT/TT, 均表现出低糊化温度, 这可能是导致云粳 22 表现出低糊化温度的原因。

单个标记用于区分群体的不同种质具有一定的局限性, 对显著关联标记构建的回归模型可以用来预测表型, LESTARI 等^[35]建立了多个用来估计

稻米食味品质的回归模型。本试验通过对与 AC、GC 和 ASV 显著关联的位点进行逐步回归分析发现, Wx-G/T、GBSSI-F、RM16、GBSSI-3-IF 和 RM15206 5 个位点的组合可以用来预测 AC; Wx-G/T 和 RMG2762.HAU2762 可以用来预测 GC, 但决定系数较低; alk-GC/TT 和 SSIIa-F 2 个位点的组合可以用来预测 ASV。其中, Wx-G/T 在 AC 和 GC 回归方程模型中均具有较大的决定系数, alk-GC/TT 在 ASV 回归方程模型中的决定系数高达 76.71%, 表明对于 AC 和 GC, Wx-G/T 是主效位点, 对于 ASV, alk-GC/TT 是主效位点, 这与前人研究结果一致^[26,29]。可知, 所构建的回归方程模型对分子标记辅助选择育种具有一定的指导意义, 尤其是决定系数较大的 AC 和 ASV 的回归模型。

挖掘稻米品质性状的优异等位基因及对应的典型载体材料, 可为水稻分子设计育种的应用奠定基础。本研究通过对与 AC、GC、ASV 显著相关且贡献率位于前 4 位的位点的等位变异分析发现, 同一位点等位变异间表型效应有差异。对于 AC, Wx-G/T 位点对其贡献率最大, 且 Wx-G/T-T 具有最大的减效表型效应, 典型载体材料为 W030 和云粳 22; 对于 GC, 贡献率最大的是 Wx-G/T, 最优等位变异是 Wx-G/T-T, 典型载体材料是华宽占和沈农 016, 其次是 GBSSI-4-IF-C, 典型载体材料是开平小优粒; 对于 ASV, 贡献率最大的是 alk-GC/TT, 最优等位变异是 alk-GC/TT-TT, 典型载体材料是桂禾丰和软占。在水稻品质改良中, 利用这些淀粉合成相关基因的优异等位基因及载体材料信息进行育种设计、杂交组合配置, 从而将不同位点的优异等位基因进行聚合, 以达到改良品质性状的目的。例如可利用携带控制 AC、GC、ASV 的关联位点优异等位变异的材料 W030、开平小优粒、软占等作为骨干亲本或者供体亲本。这些材料具有对 AC 减效效应的等位变异位点 Wx-G/T-T、对 GC 增效效应的等位变异位点 GBSSI-4-IF-C 和对 ASV 增效效应的等位变异位点 alk-GC/TT-TT。针对现有育种材料开展分子改良或者多基因聚合, 实现不同遗传背景的有利等位基因利用。

4 结论

共检测到 22 个与稻米品质性状显著关联的位点, 其中同时与 AC 和 GC 关联的位点有 5 个。单个关联标记位点解释的表型变异比例 (R^2) 范围是 14.11%—75.62%。对表型变异解释率最大的是 SSIIa

的 alk-GC/TT 和 SSIIa-F 位点以及 GBSSI 的 Wx-G/T 和 GBSSI-4-IF 位点, 表明 GBSSI 和 SSIIa 是影响 AC、GC 和 ASV 的 2 个主效基因。利用逐步回归分析获得了可以预测 AC、GC 和 ASV 的回归方程模型以及等位基因组合, 同时发掘了 AC、GC 和 ASV 的优异等位变异及载体材料。

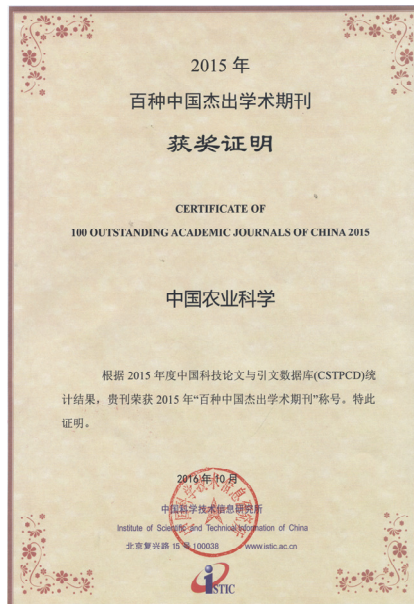
References

- [1] CHENG F, ZHONG L, SHU Q. Studies on the cooking and eating quality properties in chalky milled grains of early *indica* rice. *Acta Agronomica Sinica*, 2002, 28(3): 363-368.
- [2] 胡培松, 翟虎渠, 唐绍清, 万建民. 利用 RVA 快速鉴定稻米蒸煮及食味品质的研究. *作物学报*, 2004, 30(6): 519-524.
HU P S, ZHAI H Q, TANG S Q, WAN J M. Rapid evaluation of rice cooking and palatability quality by RVA profile. *Acta Agronomica Sinica*, 2004, 30(6): 519-524. (in Chinese)
- [3] ZHAO X, ZHOU L, PONCE K, YE G. The usefulness of known genes/QTLs for grain quality traits in an *Indica* population of diverse breeding lines tested using association analysis. *Rice*, 2015, 8(1): 1-13.
- [4] KHARABIAN-MASOULEH A, WATERS D L E, REINKE R F, WARD R, HENRY R J. SNP in starch biosynthesis genes associated with nutritional and functional properties of rice. *Scientific Reports*, 2012, 2(8): 1-9.
- [5] 邱先进, 袁志华, 陈凯, 杜斌, 何文静, 杨隆维, 徐建龙, 邢丹英, 吕文恺. 用全基因组关联分析解析籼稻垩白的遗传基础. *作物学报*, 2015, 41(7): 1007-1016.
QIU X J, YUAN Z H, CHEN K, DU B, HE W J, YANG L W, XU J L, XING D Y, LÜ W K. Genetic dissection of grain chalkiness in *Indica* mini-core germplasm using genome-wide association method. *Acta Agronomica Sinica*, 2015, 41(7): 1007-1016. (in Chinese)
- [6] XU C, LIU Y, LI Y, XU X, XU C, LI X, XIAO J, ZHANG Q. Differential expression of GS5 regulates grain size in rice. *Journal of Experimental Botany*, 2015, 66(9): 2611-2623.
- [7] WANG S, LI S, LIU Q, WU K, ZHANG J, WANG S, WANG Y, CHEN X, ZHANG Y, GAO C. The OsSPL16-GW7 regulatory module determines grain shape and simultaneously improves rice yield and grain quality. *Nature Genetics*, 2015, 47(8): 949-954.
- [8] LI Y, FAN C, XING Y, YUN P, LUO L, YAN B, PENG B, XIE W, WANG G, LI X. Chalk5 encodes a vacuolar H⁺-translocating pyrophosphatase influencing grain chalkiness in rice. *Nature Genetics*, 2014, 46(4): 398-404.
- [9] CHEN M, BERGMAN C, PINSON S, FJELLSTROM R. Waxy gene

- haplotypes: Associations with apparent amylose content and the effect by the environment in an international rice germplasm collection. *Journal of Cereal Science*, 2008, 47(3): 536-545.
- [10] SU Y, RAO Y, HU S, YANG Y, GAO Z, ZHANG G, LIU J, HU J, YAN M, DONG G. Map-based cloning proves qGC-6, a major QTL for gel consistency of *japonica/indica* cross, responds by Waxy in rice (*Oryza sativa* L.). *Theoretical and Applied Genetics*, 2011, 123(5): 859-867.
- [11] GAO Z, ZENG D, CUI X, ZHOU Y, YAN M, HUANG D, LI J, QIAN Q. Map-based cloning of the ALK gene, which controls the gelatinization temperature of rice. *Science in China Series C: Life Sciences*, 2003, 46(6): 661-668.
- [12] 池彦衡. 稻种资源稻米品质评价及可溶性淀粉合酶基因序列多态性和关联分析[D]. 南昌: 江西农业大学, 2011.
- CHI Y H. The quality evaluation of rice resources and sequence polymorphism and association analysis of rice soluble starch synthase gene[D]. Nanchang: Jiangxi Agricultural University, 2011. (in Chinese)
- [13] 林华. 水稻可溶性淀粉合酶基因 *SSIIa*、*SSIIIa* 等位变异及其与稻米品质的关联分析[D]. 南昌: 江西农业大学, 2011.
- LIN H. The research of allelic diversification of soluble starch synthase gene *SSIIa* and *SSIIIa* and its association with rice quality[D]. Nanchang: Jiangxi Agricultural University, 2011. (in Chinese)
- [14] 徐卫. 水稻可溶性淀粉合酶基因与产量和稻米品质性状的关联分析[D]. 南昌: 江西农业大学, 2013.
- XU W. The association analysis of rice soluble starch synthase gene with yield and quality traits[D]. Nanchang: Jiangxi Agricultural University, 2013. (in Chinese)
- [15] YANG F, CHEN Y, TONG C, HUANG Y, XU F, LI K, CORKE H, SUN M, BAO J. Association mapping of starch physicochemical properties with starch synthesis-related gene markers in nonwaxy rice (*Oryza sativa* L.). *Molecular Breeding*, 2014, 34(4): 1747-1763.
- [16] 中华人民共和国农业部颁标准. NY147-88 稻米品质评价方法. 北京: 中国标准出版社, 1988: 4-6.
- Chinese Ministry of Agriculture. *NY147-88, The Method of Rice Quality Evaluation*. Beijing: Chinese Criteria Press, 1988: 4-6. (in Chinese)
- [17] 包劲松. 应用 RVA 测定米粉淀粉成糊温度. 中国水稻科学, 2007, 21(5): 543-546.
- BAO J S. Accurate measurement of pasting temperature of rice flour by a rapid Visco-Analyser. *Chinese Journal of Rice Science*, 2007, 21(5): 543-546. (in Chinese)
- [18] LEE C, PARK J, KIM B, SEO J, LEE G, JANG S, KOH H. Influence of multi-gene allele combinations on grain size of rice and development of a regression equation model to predict grain parameters. *Rice*, 2015, 8(1): 1-10.
- [19] BRESEGHELLO F. Association mapping of kernel size and milling quality in wheat (*Triticum aestivum* L.) cultivars. *Genetics*, 2005, 172(2): 1165-1177.
- [20] 文自翔, 赵团结, 郑永战, 刘顺湖. 中国栽培和野生大豆农艺及品质性状与 SSR 标记的关联分析 II. 优异等位变异的发掘. 作物学报, 2008, 34(8): 1339-1349.
- WEN Z X, ZHAO T J, ZHENG Y Z, LIU S H. Association analysis of agronomic and quality traits with SSR markers in *Glycine max* and *Glycine soja* in China: II. Exploration of elite alleles. *Acta Agronomica Sinica*, 2008, 34(8): 1339-1349. (in Chinese)
- [21] EVANNO G, REGNAUT S, GOUDET J. Detecting the number of clusters of individuals using the software structure: A simulation study. *Molecular Ecology*, 2005, 14(8): 2611-2620.
- [22] 何秀英, 程永盛, 刘志霞. 国标优质籼稻的稻米品质与淀粉 RVA 谱特征研究. 华南农业大学学报, 2015, 36(3): 37-44.
- HE X Y, CHENG Y S, LIU Z X. Studies on the rice quality and starch RVA profile characteristics of *indica* rice varieties with national high-quality. *Journal of South China Agricultural University*, 2015, 36(3): 37-44. (in Chinese)
- [23] 隋炯明, 李欣, 严松, 严长杰, 张蓉, 汤述翥, 陆驹飞, 陈宗祥, 顾铭洪. 稻米淀粉 RVA 谱特征与品质性状相关性研究. 中国农业科学, 2005, 38(4): 657-663.
- SUI J M, LI X, YAN S, YAN C J, ZHANG R, TANG S Z, LU J F, CHEN Z X, GU M H. Studies on the rice RVA profile characteristics and its correlation with the quality. *Scientia Agricultura Sinica*, 2005, 38(4): 657-663. (in Chinese)
- [24] 贾良, 丁雪云, 王平荣, 邓晓建. 稻米淀粉 RVA 谱特征及其与理化品质性状相关性的研究. 作物学报, 2008, 34(5): 790-794.
- JIA L, DING X Y, WANG P R, DENG X J. Rice RVA profile characteristics and correlation with the physical/chemical quality. *Acta Agronomica Sinica*, 2008, 34(5): 790-794. (in Chinese)
- [25] JIN L, LU Y, XIAO P, SUN M, CORKE H, BAO J. Genetic diversity and population structure of a diverse set of rice germplasm for association mapping. *Theoretical and Applied Genetics*, 2010, 121(3): 475-487.
- [26] 孙业盈, 彦吕, 董春林, 王平荣. 水稻 Wx 基因与稻米 AC、GC 和 GT 的遗传关系. 作物学报, 2005, 31(5): 535-539.
- SUN Y Y, YAN L, DONG C L, WANG P R. Genetic relationship among Wx gene, AC, GC and GT of rice. *Acta Agronomica Sinica*, 2005, 31(5): 535-539. (in Chinese)

- [27] TIAN Z, QIAN Q, LIU Q, YAN M, LIU X, YAN C, LIU G, GAO Z, TANG S, ZENG D, WANG Y, YU J, GU M, LI J. Allelic diversities in rice starch biosynthesis lead to a diverse array of rice eating and cooking qualities. *Proceedings of the National Academy of Science of the USA*, 2009, 106(51): 21760-21765.
- [28] TRAN N A, DAYGON V D, RESURRECCION A P, CUEVAS R P, CORPUZ H M, FITZGERALD M A. A single nucleotide polymorphism in the Waxy gene explains a significant component of gel consistency. *Theoretical and Applied Genetics*, 2011, 123(4): 519-525.
- [29] BAO J S, CORKE H, SUN M. Nucleotide diversity in starch synthase IIa and validation of single nucleotide polymorphisms in relation to starch gelatinization temperature and other physicochemical properties in rice (*Oryza sativa* L.). *Theoretical and Applied Genetics*, 2006, 113(7): 1171-1183.
- [30] CUEVAS R P, DAYGON V D, CORPUZ H M, NORA L, REINKE R F, WATERS D L, FITZGERALD M A. Melting the secrets of gelatinisation temperature in rice. *Functional Plant Biology*, 2010, 37(5): 439-447.
- [31] LIN J, SHI C, WU M, WU J. Analysis of genetic effects for cooking quality traits of japonica rice across environments. *Plant Science*, 2005, 168(6): 1501-1506.
- [32] SU Y, RAO Y, HU S, YANG Y, GAO Z, ZHANG G, LIU J, HU J, YAN M, DONG G, ZHU L, GUO L, QIAN Q, ZENG D. Map-based cloning proves qGC-6, a major QTL for gel consistency of japonica/indica cross, responds by Waxy in rice (*Oryza sativa* L.). *Theoretical and Applied Genetics*, 2011, 123(5): 859-867.
- [33] GAO Z, ZENG D, CHENG F, TIAN Z. ALK, the key gene for gelatinization temperature, is a modifier gene for gel consistency in rice. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2011, 53(9): 756-765.
- [34] NAKAMURA Y, FRANCISCO P B, HOSAKA Y, SATO A, SAWADA T, KUBO A, FUJITA N. Essential amino acids of starch synthase IIa differentiate amylopectin structure and starch quality between japonica and indica rice varieties. *Plant Molecular Biology*, 2005, 58(2): 213-227.
- [35] LESTARI P, JIANG W, CHU S, REFLINUR, SUTRISNO, KUSBIANTORO B, KIM B, PIAO R, CHO Y, LUO Z, CHIN J, KOH H. DNA markers for eating quality of indica rice in Indonesia. *Plant Breeding*, 2015, 134(1): 40-48.

(责任编辑 李莉)



《中国农业科学》第 14 次荣获 “百种中国杰出学术期刊”称号

“百种中国杰出学术期刊”是中国科学技术信息研究所根据其研制的《中国科技期刊引证报告》中的多项指标综合评出的中国学术期刊年度奖项。

该奖项于 2001 年设立, 为事后评价奖, 即在本年度对期刊上一年度的表现进行评价和表彰。

2016 年, 《中国农业科学》第 14 次荣获该奖。表明《中国农业科学》学术质量稳定, 在中国学术期刊中占有一定的重要地位。

附表 1 本研究筛选用于性状-标记关联分析的分子标记

Supplementary table 1 The molecular markers used for trait-marker association analysis in this study

第一部分: 淀粉合成相关基因等位标记

Part I: Allelic markers related to starch biosynthesizing genes

基因 Gene	标记 Primers	序列 Sequence	类型 Type	染色体 Chromosome	位置 (Mb)	位点 Locus	文献 Reference
GBSSI (Wx)	Wx-G/T	AATAACTGCAGTCTCTCTCTCTCT	ARMS	6	1.77	Intron1 SNP(A/C)	国家植物航天育种 工程技术研究中心
		TCAGGACATATATATGGATCTTGG					
		ATCAGGAAGAACATCTGCAGGT					
		GAAACAAAGAATTATAAACATATATGTACAC					
GBSSI-3-IF	CCCATACTTCAAAGGAACCTC	CTTGAGATCAATTGTAACACTACTAT	ARMS	6	1.77	Exon6 SNP(A/C)	Larkin et al. 2003
		TTCAGGTTTGGGGAAAAGA					
		CCATTGGGCTGGTAGTTG					
GBSSI-4-IF	CTGGAGGAACAGAAGGTCC	GGCCATGACGTCCGA	ARMS	6	1.77	Exon 10(C/T)	Larkin et al. 2003
		TTCTGACAAGGCAAGAATGA					
		AAAGCCTCACCCCTTCTAAT					
GBSSI-F	CACAGCAACAGCTAGACAACCAC	CACGACGACGGAGGGGAAC	STS	6	1.77	Exon 2, 23bp Indels	Wanchana et al. 2003; Tian et al. 2010
GBSSII	GBSSII-IF	TGTGGTATACTTCTTATTAGACTTC	ARMS	7	12.92	5'UTR SNP(C/T)	Tian et al. 2010
		CTGATACCTTGAGATGGTGTATA CGCCAGACAAACTGTAATC GGTGTCTTTCAGTGCTCCT					
GBSSII-F	TTGCTGCGAATTATCTGCG	ACCTCCTCCCACTTCTTTGC	STS	7	12.92	Intron12,33bp Del	Tian et al. 2010
SSI	SSI-1-F	GATCCGTTTTTGCTGTGCC	SSR	6	3.08	5'-UTR SSR	Bao et al. 2002; Bao et al. 2006
		CCTCCTCTCCGCCGATCCTG					
SSI-2-F	CTTCTATCCATTCCTAATCCCA	ATGCTATTGATGTTAAGAGGGC	STS	6	3.08	Intron 14 7bp Del	Tian et al. 2010
SSIIa (alk)	alk-GC/TT	CGTTCGACCCGTTTCGAGGACAC	ARMS	6	6.75	Exon8 (GC/TT)	国家植物航天育种 工程技术研究中心
		GCCAAGCTTCTTCAGGGAGGCTA					
		AAGTACAAGGAGAGCTGGAGGGTGC ACATGCCGCGCACCTGGGAA					
SSIIa-F	CCAATACCGTAACTAGCGACTATG	TACAGGTAGAATGGCAGTGGTG	STS	6	6.75	5'-UTR 9bp Del	Tian et al. 2010
SSIIb	SSIIb-1-F	AGATTGAACTCAGGACTTGGTG	STS	2	31.23	Promoter 17bp Insert	Tian et al. 2010
		TCTATGGGCTCTATCCTTACTAGG					
SSIIb-3-F	ACAGTATGTTTGCCCTCAGCG	GTAATCCACCCAGCCAGTC	STS	2	31.23	5'-UTR 8bp Del	Tian et al. 2010
SSIIc	SSIIc-IF	CCTATAAAGCTCTTATACAAACTAC	ARMS	10	15.34	Intron3SNP (G/C)	Tian et al. 2010
		CTAACATGAATGCTACGGC					
		GGTTGCAGGTACATAAATTG TTAAACTGTCTCGTGATGGTA					
SSIIc-2-F	AGAGATCAAATCGTGAAC	TGGAGTGAAGTAGTGGAAT	STS	10	15.34	5'-UTR 6bp Del	Tian et al. 2010

基因 Gene	标记 Primers	序列 Sequence	类型 Type	染色体 Chromosome	位置 (Mb)	位点 Locus	文献 Reference
	SSIIc-3-F	ATCTTTAGACGATTAGCG AAGTCACAAGTAGAAGGG	STS	10	15.34	3'-UTR 6bp Del	Tian et al. 2010
SSIIIa	SSIIIa-F	GAAGTGTGCCTTAAGCTGACTG GGAATAGTAAGCCGAAGGACTT	STS	8	5.35	Intron 2 20bp Del	Tian et al. 2010
SSIIIb	SSIIIb-IF	CCGTTTCTAGTTTATCTTCTGAAT TGCTCTTATGGTGAAATCACG TGCAACGGACGGCTGCTC	TSP	4	31.54	PromoterSNP(A/T)	Tian et al. 2010
	SSIIIb-F	AAGAAGGGAAGGGAGTCAGC GCCATCTCCATTGCCAGC	STS	4	31.54	5'UTR9bp Ins/3bp Ins/ 2bp Del	Tian et al. 2010
SSIVa	SSIVa-IF	GACGCCGTTAACTTTTTCTAA CGAATGGCCAAACCTG ATAACCCGCTGCTATTCTCT CCGTTGACTTTTTCTCACAT	ARMS	1	30.37	5'-UTR SNP(T/C)	Tian et al. 2010
SSIVb	SSIVb-1-IF	CTGCTACAGTCCCTTTCG TGGGCCATGCTGAAT GAAAGATAGGGAAATTGTGG ACTTCGGTGAGAAACAAACT	ARMS	5	26.4	Intron5SNP (A/G)	Tian et al. 2010
AGPL1	AGPL1-IF	GCAGGGTATGAGGCG GATATAGAAAAGTTCATTCCAGGT GTATTTGGTCTGCTTCAAAA AAGCCTTCAGGTCAGTATCT	ARMS	5	28.79	Intron 11 SNP (A/G)	Tian et al. 2010
	AGPL1-F	CGTTCAGGTTCAAGCAATCA GGAAGGGTGGTATGTTGGAG	STS	5	28.79	Promoter region 5bp/8bp Del	Tian et al. 2010
AGPL2	AGPL2-1-IF	GTTAACCAGCCAGAAGACTG AACTACACCACATCAATTACCA TGTCGTTTTCTTTTATTGAA TATATACGCACTTCTGTGC	ARMS	1	25.69	Intron 1 SNP(T/G)	Tian et al. 2010
	AGPL2-2-IF	CGTGTACCTAACGATGCGT AAGTTTATTTGTCAGTATTGAACTC TGTAAGGAAATGAAGAGCG CGTAATACTAGGAGGGGTCA	ARMS	1	25.69	3'-UTR SNP(G/T)	Tian et al. 2010
	AGPL2-F	CAATCGCTGCCATCGGTTG TTCCACATCGTTAGGTACACG	STS	1	25.69	3'-UTR 5bp Del	Tian et al. 2010
AGPS1	AGPS1-1-F	TCTATTCTCAGCCCTCCAACC GTGTGTTTAGAGGTGCTTTTCG	STS	9	7.25	Promotor 29bp/39bp Del	Tian et al. 2010
	AGPS1-2-F	TACGCTATGCTCTTGAAC TATCTTCCCAGTAACCATCA	STS	9	7.25	Intron 4, 31bp Del	Tian et al. 2010
AGPS2	AGPS2-IF	ATGTAAACTGTTAGAATCGAATAC CATCCTTATCATTAAAGTCTGCTA CAAAAGCACTCATTGGAAC GTCAAGAGCCTATGGGAAC	ARMS	8	15.54	Intron 2 SNP(C/T)	Li et al. 2008
	AGPS2-F	GACGAAAAGTGAAAGTTGC GGTCTTGATGCTGATGTG	STS	8	15.54	Intron 6 AT Del	Li et al. 2008
BEI	BEI-1-IF	TGTTAGCTTCATGTTCTTATTC CAATTCAGTAACTGTCGA CCTGTAGGTTATCAAATTGC	ARMS	6	30.91	Intron 6 SNP(T/C)	Tian et al. 2010

基因 Gene	标记 Primers	序列 Sequence	类型 Type	染色体 Chromosome	位置 (Mb)	位点 Locus	文献 Reference
		CAGTGTACATTTCTTGTC					
	BEI-2-IF	GGCTATCAGGCTTACTATCGT TTTCAACAACCGCCTAACTCA CCTTTCTTGCCACAATCGTCC	TSP	6	30.91	Exon 14 SNP(T/C)	Han et al. 2004; Liu et al. 2004; He et al. 2006
	BEI-2-F	GTGGGGAAAACAAGTAAGTCTG AGTTCATCAGAAGAATCAGGG	STS	6	30.91	Intron 2, 15bp Insert	Tian et al. 2010
	BEI-4-F	ATTTCTTTGGCCACAGGCGA CCCAGATTCGGAACAAGAAC	SSR	6	30.91	Intron 2 (CT)n	Bao et al. 2002b; Bao et al. 2006
BEIIa	BEIIa-1-F	CACCAATTATATTAGCGTGCTCC CGTGGCTCTTGCTCTCTTG	STS	4	20.05	3'-UTR 22bp Del	Tian et al. 2010
	BEIIa-2-F	CCATCACCTCAAATACATCACTC AGACTGGAATGCCCTTAGG	STS	4	20.05	3'-UTR 13bp Del	Tian et al. 2010
BEIIb	BEIIb-IF	GAAGGAGCAAGAAAAACAAC TTCACAGATTGCTGGCTAC ACCTGCGTTGTCTATGCTC CACCTTGAAATCACTGGAA	ARMS	2	19.36	3'-UTR SNP(C/G)	Han et al. 2004; Liu et al. 2004; He et al. 2006; Bao et al. 2006; Lee et al. 2009
	BEIIb-1-F	TCGGTCTAATATTTTGCCTG CCTTAACTTGACACCGAATCCG	STS	2	19.36	5'-UTR 13bp Indels	Yan et al. 2005; Yan et al. 2007
	BEIIb-2-F	AAGGTTAGCATTGGTTGGTGAG TCTCCTGAACAGCGACAGC	STS	2	19.36	3'-UTR 28bp Indels	Tian et al. 2010
	BEIIb-3-F	GTGGGGTTCTCAACTTAGC CATCAGCATTGTTAGGCAG	STS	2	19.36	Intron 6, 56bp/32bp Insert	Tian et al. 2010
ISA1	ISA1-IF	AGAGTTTTTGAGAGTGCCAA TTTGAAAAAACAGGACGC TTTAAATCTCCCTGTCTTGC ATTTTGTGAGCAATGTTGAA	ARMS	8	25.77	Promoter SNP(G/A)	Tian et al. 2010
	ISA1-2-F	TGTGGGAATACCTTCAACTG ATAAAACCCTTACAGGCTTG	STS	8	25.77	Intron 8 10bp Insert	Tian et al. 2010
	ISA1-F	ATAGATGCTAATGTGATGTGGC TGGTATAGGCACAACCGTAGA	STS	8	25.77	Promoter 10bp Del	He et al. 2006; Tian et al. 2010
ISA2	ISA2-2-IF	CGTACGGGTCCAACAGTGAGA CGGTGGCATCCGTCG CCTTCCCAGTTGTAGCTCG AATGCCAATGCCGTTTCTCT	ARMS	5	19.07	Iso2_GA_Ref1712	Kharabian-Masouleh et al. 2011
PUL	PUL-1-F	AGAGAAGGAGAAAGAAGTGAGAC GTCCAAACTGAATCACTCAATCG	STS	4	4.39	promoter region 13bp Del	Tian et al. 2010; Yan et al. 2010
	PUL-2-F	GACAACCGTCCGCTTAGTTTC GCATTTGAGAGGGTTGGATTC	STS	4	4.39	promoter region 6bp/9bp Del	Tian et al. 2010
	PUL-3-F	CTGTATGGACTGAGTAGTCGATGG TGAGCCTCATCTGCCAGAGT	STS	4	4.39	Intron 9 53bp Del	Tian et al. 2010
	PUL-4-F	TACACCATCCTCACTACCA GCAACATCTAAAACACCAA	STS	4	4.39	Intron 15 18bp Insert	Tian et al. 2010
	PUL-5-F	ATTGGCATTGTGAAGTTTC CAATCTGGTTTTATCCTG	STS	4	4.39	Intron 24 240bp Del	Tian et al. 2010
	PUL-6-F	ATTTAACTGTATGGACTGAG GATACCAACCAACAAGA	STS	4	4.39	Intron 24 240bp Del	Tian et al. 2010

第二部分: 稻米籽粒表型相关连锁分子标记

Part II: Linkage markers related to phenotype of rice grain

标记 Primers	正向引物 Forward Primer (5'-3')	反向引物 Reverse Primer (5'-3')	染色体 Chromosome	位置 (Mb)	文献 Reference
RI02451	CCCTCTACCTCCAGTTCTTCG	CATGCTGGTAGGCGTTGTACT	1	0.6	Tan et al.
RM10074	GTCGCGGTACATGACACAAGC	CGAGCTGTTACGGCAATCTCTATGG	1	1.34	Tabata et al.
RI02341	CGCATGGTTCAGTAGGTGTG	GTGTCTGCTCCTGCACCTGAA	1	2.77	Chen et al.
RM3604	CAGGAACCAACCTTCTTCTTGACC	GTCAGACTCCGATCTGGGATGG	1	5.14	
RM3360	ACTTACACAAGCCGGAAAGG	TGGTAGTGGTAACTCTACTCCGATGG	1	5.23	Ashikari et al.
RM10316	AAGATCGCTGGGAGATCTGTAGG	GCATGCTAATTAGTCAGCCTTGG	1	5.29	
RMG2746	AAATGGGCTTCCTCCTCTTC	CAGCCTTGATCGGAAGTAGC	1	6.15	Zhang et al.
RM10376	TTAGTTAAACCGCACCGTACACC	GGTCGTTGAATTGGTGTCAAGC	1	6.28	Yu et al.
YN27	TACCACTGAACCCACGTGTC	GCTGCCTTGTCTCACGTT	1	6.52	Liu et al.
RM10390	GCAACGTTACGTCTTGGCATGG	CCTCTCGCTCTCTCTCAACG	1	6.58	Yu et al.
YN34	TGTGCCATATCTGTGCCTGT	TCGGTTAGGTCGGTTAATTCC	1	6.63	
RM10398	TCTCCTTGCTCTACTGCCTTTGG	TTCTGCAACTTGCCAAGAAGACC	1	6.67	
RM3403	CTGCCTCCTCCATTCCCACTCC	CGAACGACTGCTCCCTCTTCAGC	1	35.32	Tabata et al.
RM8278	ACTGCGAACTACACTTTCACTGTACC	GACTGACTCGCATGCTTTCC	1	36.95	Shirasawa et al.
SBG1-S	GGCGAGACTAATTTAATCATGG	GAATACATGGCCGTGTTAGA	2	2.98	He et al.
RM12827	GCTCTGGCACCGAGATTATTATAGC	GAGAGACTGCGACCTCTGTAGCC	2	8.11	Song et al.
RM12833	TCTGAGGCGAGGTAGGTTGTCG	GACATGAGCTCCTCCAGCTTCC	2	8.16	Yoon et al.
RM12878	AAATGGACCAAGACGAACAGAGG	GTAGCAACGCACTGAATGTCAATAGG	2	8.82	Chen et al.
STS5803.7	GAATGGATGGATGGATCGAG	GTAGGGTCCGGCGAGATATG	2	9.04	
RI05333	TGTTTATTTTATTACAGTGCTTTG	GCCAAGTGAGAAAGGAAGA	2	21.59	Terao et al.
RMG2762. HAU2762	GACGGGTCAGCTACCGTAAG	TCCCCCTCTAAAACCCTAG	2	22.46	Zhang et al.
RI04841	ACGCATGCTGAGAAAATTCG	TCTCACGGAGACATTGCTTG	2	24.19	
RM3872	GGCTCACAAATTAAGAGCTTGC	TGATGATGCTTGCTTAGTGCC	3	6.83	Zhou et al. b
RM1338	TGCAAGTTGGACTTCAAAGAGG	TGGATTCCTTCTCCTTCTCTCC	3	8.37	Liu et al.
RM14820	AGGTCGTCGATGTCCTCTCC	AAACCATCGTGGCATCATCTCC	3	10.79	Tan et al.
RM14823	CCTGAATGGTTGAATCCTCTCTCC	ATTGTAAGGATTGGTGAACG	3	10.82	
RGS1	TCCACCTGCAGATTCTTCC	GCTGGTCTGACACTCTCTCT	3	16.69	Wang et al.
JL109	TGGAGCTGTGGACTACTGGA	TCCCTGAGCCTACCTGTGCAT	3	16.7	Guo et al.
RM15206	CATTTCTTTGCCCTCGATCTTCC	AAGCGCCATAATCCAGGAACC	3	16.77	
WG19	ACCAAAATGGAATACCGAACG	TAACAACACGCAATAGAAGG	3	16.93	
RM16	CGCTAGGCGAGCATCTAAA	AACACAGCAGGTACGCGC	3	23.08	
W3D16	CCCGCTGAAAACCTAACAC	ACACGCCTAAGCAAATGTA	3	30.26	Liu et al.
RM15885	AAGAACGCCCTCGACATCAACG	ACTTGGACTCTCCGTCGTCAGC	3	30.27	
RM15948	GAGAGTGGGTGAGAAGGATCAGC	ACAGCAGATTTGTTGGCATCTGG	3	31.31	
HL921	ATGGCTTCAGACTTCAGAGT	CAAATTAACCTTCAGGCAAG	3	35.12	Jiang et al.

标记 Primers	正向引物 Forward Primer (5'-3')	反向引物 Reverse Primer (5'-3')	染色体 Chromosome	位置 (Mb)	文献 Reference
HL944	TGCCAGCCTAGCGAGCCTAA	ATTGCAGCGAGCTACACG	3	35.16	
RM16232	GACTCATCCGCTGAGAGTTTCG	GAGGTATCCGGAGAGGAAGAGG	3	36.17	He et al.
Y42	AGTGTAACAGCACTGGAATC	AAGCTTAGCTACGCTAATGACC	4	19.37	Zhang et al.
Y48	TCACCATATGGAAGCATCAAG	TATGTGTTGTTCATGTGCAC	4	19.38	Wang et al.
RM5586	AGATGGCTGGCCAACAGACTGG	ACAATGCCCATCCACTGCTTCC	4	19.71	Wang et al.
INV1	TGGATTTAGGCTGTGTTGAGC	CGTGACCTGCATGTTTCTCT	4	20.23	
RM16942	CCAGTACTCTCGCTCCACTCTCC	ATCGCTTTCACGTCACCAAGG	4	20.37	
SSR9	CTCGTACTCTACCACCAC	CCCCTGACAAGCACACGTA	4	21.58	
RM17307	AGAGCTTGGAGGCACCAATACCG	AGAAAGAACTCCGGCCACCTTCG	4	27.33	Zou et al.
RM17363	GGAGCAGGCATCTGATCTAGGG	CAGTTGGGCAACAGATCCATCC	4	28.54	Kobayashi et al.
nkssr04-19	CTGGAATCACAACCACGAC	GCTACCTCAAGCTCCACGAC	4	30.72	Fan et al.
RM3276	TCCGTCTCGACTCTTCCATC	GATGAGACACCACGGACATG	4	30.72	Deshmukh et al.
RM5478	GGATCCAATGCGATGCTACTCC	CGAAACAGTCGCGATTAAGTGG	4	33.26	Chen et al.
RM3466	CAGGACGAGATCCAAGCCAAGG	TCGTCTCGCCACCACTACTCC	4	33.83	Zhou et al. b
RM589	GTGGCTTAACCACATGAGAACTACC	TCACATCATTAGGTGGCAATCG	5	1.38	Tan et al.
RI0399	CCTATGTCGCCACTCATCG	CACAACAATGCAGTCCCATC	5	3.29	Li et al.
C62	GATTGACTGATAAATTGACAGC	CTAACTCCCATGGAATTAC	5	3.38	Li et al.
RM574	GGCGAATTTTGCCTTGG	ACGGTTTGGTAGGGTGTAC	5	3.39	
RM17947	GTTCTTGCCTTCTCGGCATGTGG	GGTCACTGATTCCACCATTACACC	5	3.48	
RM18033	AGAGAGACGAGAGCTTGCTGTGC	TACTTCTCCATTCTGGTCTCC	5	5.31	Wan et al.
MS40671	TTTGATTGCCATTATCGAGTTAG	GTGTGCGTGAAGAGAACAGT	5	5.34	
RM18035	CCGTGGTGATAAAGTGAAGTGAAGG	CGCATATGCATCAGCATCACG	5	5.34	
RMw513	GTATTTGTTTGTGCGATTC	TAGGACCATAGATGTGAGTTA	5	5.36	
RM18360	TCGAGACTGATCGGAGTTTAGGC	CGTCTCTCCCTAACACCTCTACG	5	14.09	Ebitani et al.
RM163	CGCCTTTATGAGGAGGAGATGG	AAACTCTTCGACACGCCTTGC	5	19.17	Ebitani et al.
PPDKBSSR1	GCTTGAAACAAGCTAAAATACCG	CAGATTATTGCTCAGCTATAAAA	5	19.65	Kang et al.
RM18751	CCGTGTGTTGGCTTAGAATCAAGG	GCCACTTCCAAACATCAGAAAGC	5	21.11	
RM3575	ACAGCCTCAAATTTGAGCAAGG	GCTGTATGATCTGTATCCATCCATCC	5	21.31	
RM31	CGTCTCTCCACTCTTCTCTACC	CGTGCAGAAAGTCCATTACTCTCC	5	28.59	Tan et al.
RM3414	TAGGGCAATTGTGCAAGTGG	TTGGGAATTGGGTAGGACAG	6	2.88	Bao et al.
RM204	CTAGCTAGCCATGCTCTCGTACC	CTGTGACTGACTTGGTCATAGGG	6	3.17	Zhou et al. b
RM253	CCATCTCTGCCTCTGACTCACC	TCCTTCAATGGTCTGATCTTCTCC	6	5.43	Shirasawa et al.
RM7179	CACGTGTGAGCTTAAGAGCG	TTACATCATAAGCCCGCAGG	6	19.38	Guo et al.
RM20201	TTAGAGGTAACGGAGGCACAACC	GATGGCTTGAGAGCGTTTGTAGG	6	20.16	
RM3187	TCCCCACATCGTGTGTC	TTTTTCCCCTTCTACCCTCG	6	20.58	
RM162	TTGTCCAGTTCAGGTCTTGTGC	CCCTACAAACACCATAAGAAGCAACC	6	24.04	Liu et al.
M10	GGATTTTCTTCCACCTTTG	AGGCATGAACTGAAGTGAGTC	6	24.28	Wu et al.
M9	AATGAATAGATTACCACATGCTA	TGCTCTTATTTTACTTTTCTTT	6	24.38	

标记 Primers	正向引物 Forward Primer (5'-3')	反向引物 Reverse Primer (5'-3')	染色体 Chromosome	位置 (Mb)	文献 Reference
RM20547	CTCTTCTTCTTCTGTCCGTCTTGG	CCATCTTCATTACCGACCTCTGC	6	27.03	Zhou et al. b
RM30	GGTTAGGCATCGTCACGG	TCACCTCACCACACGACACG	6	27.25	Qiao et al.
RM6926	CGATCGGCCTATCTTTCTGTGC	GCTAGCAGTGGGATCATGTTTGG	6	28.59	
RM3765	ACACCATGACACCAAAGGAAGG	GGATGCTTCCAATCCTCTCACC	6	29.21	
MID06029	TGAAAGATAATAATCTGTAAGGCAGTT	GTGATTAGCGTTGCCACTGA	6	30.28	
RM481	TAGCTAGCCGATTGAATGGC	CTCCACCTCCTATGTTGTTG	7	2.87	Tian et al.
ID52	GTTTGGTGGTGTTCATGGTCT	GATCAGCTCTCACCAATCCAG	7	2.88	
RM5436.2	CAAAGGGGGTGTCTCTATG	GTTGCTCGTCTACATGTGC	7	9.07	Xing et al.
RM5499	GGACGAAAGGGTATTTGATTGG	CCTCAAGGTGGTCTCCTTCTCC	7	9.99	
InDel1	CCATAGTAAGACGACCTT	GATATTCTGTGCAGCAGTT	7	24.66	Shao et al.
RM21945	CTACACAAGTGAACGCCATCAGG	GTCTAGGGTGTCTTTCATGAGC	7	24.93	
RM21964	AAGACAGCCTTCAAGGGATTGG	GTACGTGCACCGAGCAGAGC	7	25.29	Zhou et al. a
RM22020	CGTTGAGACGGTACCTAATGC	GCTCAAATGTTTGACACGAAGC	7	26.28	
RM6389	GACGAGGAGTTCGTCGCTAC	CCTTCTCCTTCGTCCTCCTCC	7	28.28	Bai et al.
RID711	GCACATGCATGCTAGGACAT	AGCCGGTAAATTTCTTGAC	7	28.48	
RM408	AATTGCCCAACGAGCTAACTCC	TGAGCTGTTGTGCTCTTCTACTTCG	8	0.12	Tabata et al.
RM22483	GACCATGGTGTGAGTGTGACAGG	CAAGTCCTACCTCAACCGCTACC	8	4.33	
RM310	CCAAAACATTTAAAATATCATG	GCTTGTGGTTCATTACCATTCC	8	5.11	Zhang et al.
RM126	CGCGTCCGCGATAAACACAGGG	TCGCACAGGTGAGGCCATGTCC	8	5.22	
RM30000.CNR99	AGCTCACCTCGTTTTGCGTA	CGGACAAATTCGTTACCTC	8	21.7	Xie et al.
RM23427	AGGGAGTCGGAGACCATGACG	TACCGCGTATCATGTCCTTGACG	8	25.21	He et al.
RM502	GCGATCGATGGCTACGAC	ACAACCCAACAAGAAGGACG	8	26.36	Wang et al.
PSM711	ATGACCGTCTGCTTCCTCTAA	AACATCGACAGGGAGAAGTGC	8	26.37	
RM15937	GGAAGAACCTGCGTATCAAGACC	CCACACGGAAGCAGAATTAGCC	8	30.94	Yan et al.
RM23748	CTCTGGGAACAACTTGACAATGC	CAATTTGCAGGCTATGCTACTGC	9	3.09	Chen et al.
RM24718.CNR111	GACCAACGTGCATGTGACTT	GCTTGCACTAGGGCTCCTT	9	20.9	Xie et al.
RM171	AACGCGAGGACACGTAATTAC	ACGAGATACGTACGCCTTTG	10	18.79	Chen et al.
RM6745	TGTTCTCAACACAAAATTCTCT	ATCGTAAGCAAAGTGCATAA	10	18.9	Tan et al.
RM27073	CCACGTGTCAGTCATCCATCTAGG	GGTCTGCTCGATTACCATCAAATCC	11	23.47	Chen et al.
RM27792	GAAGAAGAGAGACTAGGGAGAAGACG	CTTGTACCAGCAATTTCTGTCC	12	7.1	He et al.
RM28502	CGAGCAGATCTGATGTCGTCTTCC	CTTTGCTTTCATGCCTCACG	12	23.41	Terao et al.